

学校编码: 10384

分类号\_\_\_\_\_密级\_\_\_\_\_

学 号: 21720091152207

UDC \_\_\_\_\_

厦 门 大 学

硕 士 学 位 论 文

优质早籼稻佳辐占低垩白形成机制研究

Mechanism of Low Chalkiness Formation for High-quality  
Early *Indica* Rice Cultivar Jiafuzhan

李丽萍

指导教师姓名: 郑景生 副教授

专 业 名 称: 遗 传 学

论文提交日期: 2012 年 月

论文答辩时间: 2012 年 月

学位授予日期: 2012 年 月

答辩委员会主席: \_\_\_\_\_

评 阅 人: \_\_\_\_\_

2012 年 5 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下,独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果,均在文中以适当方式明确标明,并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范(试行)》。

另外,该学位论文为( )课题(组)的研究成果,获得( )课题(组)经费或实验室的资助,在( )实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称,未有此项声明内容的,可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

## 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（        ） 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，  
于        年    月    日解密，解密后适用上述授权。

（        ） 2. 不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年    月    日

目 录	
摘要.....	I
Abstract .....	III
第一章 前言 .....	1
1 稻米垩白形成的细胞学基础.....	2
2 稻米垩白形成的生理生化基础 .....	6
2.1 稻米垩白形成与源库流的关系.....	6
2.2 稻米垩白形成与淀粉合成相关酶类的关系 .....	7
2.3 稻米垩白形成与叶片抗氧化酶系统的关系 .....	10
2.4 稻米垩白形成与枝梗维管束的关系 .....	10
3 水稻籽粒灌浆结实期与垩白相关的蛋白质组学研究进展 .....	11
4 本研究的目的与意义 .....	14
第二章 材料和方法 .....	16
1 研究材料的种植时间与地点 .....	16
2 研究方法 .....	16
2.1 籽粒取样 .....	16
2.2 籽粒发育不同时期的干物质质量测定 .....	16
2.3 籽粒发育不同时期的胚乳细胞电镜扫描观察 .....	17
2.4 籽粒发育不同时期的淀粉合成相关酶类活力测定 .....	17
2.5 籽粒发育不同时期的叶片叶绿素含量和抗氧化酶系统活力测定 .....	19
2.6 籽粒发育不同时期穗部维管束性状的荧光扫描观察 .....	22
2.7 不同发育时期的籽粒蛋白质差异表达分析 .....	22
3 统计分析 .....	26
第三章 结果与分析 .....	27
1 佳辐占不同发育时期的籽粒形态特征与干物质质量积累动态 .....	27
2 佳辐占籽粒发育不同时期胚乳淀粉细胞的电镜扫描观察 .....	28
2.1 佳辐占成熟期稻米胚乳淀粉细胞的电镜扫描观察 .....	28
2.2 佳辐占不同发育时期的籽粒胚乳细胞电镜扫描观察 .....	31
3 佳辐占籽粒发育不同时期淀粉合成关键酶活力的变化 .....	35
4 佳辐占籽粒发育不同时期叶片的叶绿素含量和抗氧化酶活性的变化 ...	37
5 佳辐占籽粒发育不同时期穗部维管束性状的观察 .....	42

5.1 穗轴维管束结构.....	42
5.2 一次枝梗维管束结构.....	44
5.3 二次枝梗维管束结构.....	47
6 不同发育时期的籽粒蛋白质差异表达分析.....	50
<b>第四章 讨论.....</b>	<b>59</b>
1 稻米垩白形成相关的胚乳细胞结构研究.....	59
2 稻米垩白形成相关的库源流研究.....	60
3 稻米垩白形成相关的蛋白质组学研究.....	62
4 总结.....	64
<b>参考文献.....</b>	<b>66</b>
<b>致谢.....</b>	<b>75</b>

## Contents

<b>Abstract in Chinese</b> .....	<b>I</b>
<b>Abstract in English</b> .....	<b>III</b>
<b>Chapter 1 Preface</b> .....	<b>1</b>
<b>1 Cytology of rice chalkiness formation</b> .....	<b>2</b>
<b>2 Physiology of rice chalkiness formation.</b> .....	<b>6</b>
2.1 Relationship between rice chalkiness and “sink” “source” “flow” .....	6
2.2 Relationship between rice chalkiness and starch synthesis enzymes .....	7
2.3 Relationship between rice chalkiness and antioxidase in leaves .....	10
2.4 Relationship between rice chalkiness and vascular structure .....	10
<b>3 Proteomics anlysis of grain with chalkiness during filling-stage</b> .....	<b>11</b>
<b>4 The purpose and significance of this study</b> .....	<b>14</b>
<b>Chapter 2 Materials and methods</b> .....	<b>16</b>
<b>1 Research material and field planting</b> .....	<b>16</b>
<b>2 Research methods</b> .....	<b>16</b>
2.1Sampling methods.....	16
2.2Determination of dry grain weight during gain-filling stage .....	16
2.3SEM observation of starch granules during gain-filling stage .....	17
2.4Detection of starch synthesis enzymes during gain-filling stage .....	17
2.5Detection of SPAD and antioxidatant enzymes during gain-filling stage .....	18
2.6Observation of vascular structure during gain-filling stage .....	22
2.7Proteomics analysis during gain-filling stage .....	22
<b>3 Statitital analysis</b> .....	<b>26</b>
<b>Chapter 3 Results and Analysis</b> .....	<b>27</b>
<b>1 Rice grain appearance and dynamic changes of dry grain weight</b> .....	<b>27</b>
<b>2 SEM observation of starch granules in rice endosperm during grain-filling stage</b> .....	<b>28</b>
<b>3 The dynamic change of starch synthesis enzymes in rice grain during filling stage</b> .....	<b>35</b>
<b>4 Dynamic change of SPAD and activity of antioxidant enzymes in leaves</b> .....	<b>37</b>
<b>5 Observation of vascular structure in spike during grain-filling stage</b> ...	<b>42</b>

6 Proteomics analysis of rice grain during grain-filling stage .....	50
<b>Chapter 4 Discussion .....</b>	<b>59</b>
1 Research of endosperm cytology associated with rice chalkiness.....	59
2 Research of “sink” “source” “flow” associated with rice chalkiness ....	60
3 Proteomics analysis of grain associated with rice chalkiness .....	62
4 Summary.....	64
<b>References.....</b>	<b>66</b>
<b>Acknowledgements .....</b>	<b>75</b>

厦门大学博硕士论文摘要库

## 摘要

垩白是稻米胚乳中白色不透明的部分，是稻米品质的重要指标之一。佳辐占是本研究室育成的垩白粒率和垩白度接近 0% 的高产稳产优质早籼稻新品种，已在福建省累计推广面积 850 多万亩，其垩白性状遗传稳定、受环境影响很微小，但其低垩白形成机制尚不清楚。因此，本研究在前人垩白研究的基础上，选用垩白粒率和垩白度接近 100% 的广陆矮 4 号为对照，在籽粒发育不同时期从细胞学、生理生化和蛋白质组学的角度研究佳辐占稻米低垩白形成机理，冀为稻米品质改良、减少垩白发生、选育低（无）垩白的优质稻新品种提供科学依据。研究结果如下：

1、佳辐占自开花 14 天后开始直至成熟的籽粒胚乳细胞淀粉粒呈多面体形、排列紧密、没有空隙，因而未见到垩白；而广陆矮 4 号在开花后 14 天淀粉粒呈球状，至 21 天时淀粉粒间出现间隙、排列不紧密，籽粒开始出现垩白，至成熟时稻米垩白部分的淀粉粒呈“足球状”、彼此间排列疏松不紧密、受到挤压淀粉粒易散开，导致垩白发生。根据籽粒不同发育时期的淀粉粒形态结构推测，稻米垩白开始发生的时间约在水稻开花后 14 天。

2、佳辐占籽粒不同发育时期的 AGPP、SSS 活性均高于广陆矮 4 号，在开花后 21 天达到最高峰，此后缓慢下降并一直保持着较高活性直至籽粒成熟。但佳辐占的 GBSS 活性均显著低于广陆矮 4 号，在籽粒发育期间都保持在较低水平，其中以开花后 21 天的差异最为显著。此外，佳辐占的 Q 酶活性随着籽粒发育进程逐渐增加，直至成熟达到最高；而广陆矮 4 号的 Q 酶活性在开花 21 天时达到最高，此后迅速下降，Q 酶活性低于佳辐占的水平。显示，佳辐占低垩白形成可能与其籽粒发育期间具有较高的 AGPP、SSS 活性、较低的 GBSS 活性以及后期较高的 Q 酶活性有关。

3、佳辐占籽粒发育不同时期剑叶和倒 2 叶的叶绿素含量、SOD、CAT 酶活性比广陆矮 4 号高，达到高峰后下降缓慢。但佳辐占剑叶和倒 2 叶的 POD 酶活性是籽粒发育早中期显著低于广陆矮 4 号，后期稍高于广陆矮 4 号。说明佳辐占低垩白形成可能与其较高的叶绿素含量、较高的 SOD、CAT 和较低的 POD 酶活



性而延缓叶片衰老有关。

4、佳辐占穗轴和一次枝梗的维管束面积和数目多于广陆矮4号，而二次枝梗差异不大。此外，佳辐占穗轴枝梗维管束边缘细胞的凋亡速度比广陆矮4号慢，直至成熟其穗轴枝梗仍呈绿色状态。认为佳辐占低垩白形成与其穗部枝梗较多的维管束数目和细胞凋亡较慢、活性较高有关。

5、佳辐占和广陆矮4号开花后7d、21d和35d 3个不同时期籽粒的差异蛋白质组学同时比较分析，在两个品种间找到52个差异蛋白质点，其中有38个差异点通过质谱鉴定，它们分别参与蛋白质合成与转录，蛋白质折叠、修饰、转运，信号转导，植物防御，细胞生长和代谢调控相关酶等功能。其中发现参与淀粉代谢相关的蔗糖合成酶和淀粉分支酶这2个关键酶，其表达量高低对淀粉代谢、稻米垩白形成起调控作用。

**关键词：**水稻；垩白；淀粉粒；保护酶；蛋白质组学

## Abstract

Chalkiness means white opaque part of the rice endosperm and is one of the important indicators of rice quality. A new good quality high and stable yielding early *indica* rice cultivar Jiafuzhan with the percentage of chalky grains and chalkiness of almost 0% was developed by Xiamen University, which had a total of planting areas of more than  $56.6 \times 10^4 \text{hm}^2$ . The low chalky trait of Jiafuzhan is very stable and scarcely influenced by environmental conditions, but its low chalkiness formation mechanism is unclear. Therefore, based on previous results of rice chalkiness, we chose an *indica* rice cultivar Guangluai 4 with the percentage of chalky grains and chalkiness of close to 100% as control variety, and studied low chalkiness formation mechanism of Jiafuzhan including cytology, physiology, biochemistry and proteomics in different periods of grain development. The results will help to provide a scientific guidance for improving rice quality, reducing chalkiness formation and developing new good quality rice varieties with low (none) chalkiness. The results were shown as follows:

1. The starch granules in endosperm cells of Jiafuzhan from 14 days after flowering to maturity were polyhedron-shaped, tightly packed and no gap, and thus did not see the chalkiness. But starch granules of Guangluai 4 at 14 days after flowering appeared spherical, then had gaps between, starch granules owing to their loose arrangement at 21 days after flowering and emerged chalkiness. At maturity, starch granules from the chalky section of Guangluai 4 were football-shaped, loose arrangement each other, easily spread in subjecting to extrusion, and led to rice chalkiness formation. Therefore, we estimated that the starting time of rice chalkiness formation is about 14 days after flowering.

2. AGPP and SSS activities of Jiafuzhan at different developmental stage of rice grain were all higher than those of Guangluai 4. The enzyme activity of AGPP and SSS of Jiafuzhan reached a peak at 21 days after flowering, thereafter declined

and always maintained a higher activity until maturity. But GBSS activity of Jiafuzhan was all significantly lower than Guangluai 4 and had lower enzyme activity during developmental stages of rice grain. The GBSS between Jiafuzhan and Guangluai 4 showed the most significant difference at 21 days after flowering. In addition, the Q enzyme activity of Jiafuzhan gradually increased with grain development and reached the highest value at maturity. However Q enzyme activity of Guangluai 4 was the highest at 21 days after flowering and then reduced rapidly. Q-enzyme activity of Jiafuzhan is higher than Guangluai 4 at 21 days after flowering. These results suggested that low chalkiness formation of Jiafuzhan may be related to high AGPP and SSS activity as well as lower GBSS activity during grain development, and a higher Q enzyme activity at 21 days after flowering.

3. The chlorophyll content, SOD and CAT activity in flag leaves and the second-leaf from top leaf of Jiafuzhan were higher than those of Guangluai 4 during grain development. Their values of Jiafuzhan decreased slowly after reaching a peak. But POD enzyme activity in flag leaf and the second-leaf from top leaf of Jiafuzhan was significantly lower than Guangluai 4 before 27 days after flowering and then slightly higher than Guangluai 4. These results implied that low chalkiness formation of Jiafuzhan may be associated with higher chlorophyll content and SOD, CAT activity, and lower POD activity.

4. The transverse area and number of vascular bundle in spike rachis and the primary branches of Jiafuzhan were more than Guangluai 4, while the secondary branch is not significant. Moreover, the apoptosis of vascular edge cells in spike rachis and branches of Jiafuzhan was slower than that of Guangluai 4. Thus the color of spike rachis and branches of Jiafuzhan still expressed green at maturity. We suggested that low chalkiness formation of Jiafuzhan may associate with more vascular bundles, slower apoptosis and higher cell activity in spike rachis and branches.

5. The proteomics of grain between Jiafuzhan and Guangluai 4 at 7d, 21d and 35d after flowering were compared and 52 differential protein spots were found. Among them 38 differential protein spots were identified by mass spectrometry, and

we shall classified them as six proteins involved in protein synthesis and transcription, protein folding, modification, transfer, signal transduction, plant defense, related enzymes of cell growth and metabolic regulation, ,structural proteins and unknown proteins. Among them sucrose synthase and SBE were closely associated with starch metabolism and their relative volumes will function the regulation of starch metabolism and chalkiness formatin in rice grain.

Key words: Rice; Chalkiness; Starch granules; Protective enzymes; Proteomic

## 第一章 前言

稻米是我国的主要粮食，我国约有 2/3 的人口以稻米为主食。随着社会经济的发展 and 人们生活水平的不断提高，人们对优质稻米的需求日益增加，显现优质米良好的市场前景，因而水稻育种目标也逐步朝优质化方向发展。稻米品质指标包括碾磨品质、外观品质、蒸煮食味品质、营养品质等方面，其中垩白是决定稻米品质优劣的重要指标之一。优质稻品种的垩白性状应该具有低（无）垩白粒率、垩白面积小和垩白度小。然而，水稻垩白形成主要取决于品种本身固有的遗传特性，还受外界环境因素影响。因此，选育具有稳定遗传的低垩白水稻品种是目前优质稻的主要育种目标，研究揭示稻米的低垩白形成机制对于水稻垩白改良、减少垩白发生、选育优质稻品种具有重要意义。

胚乳是稻米的主要食用部分，约占糙米重的 70-80%、精米重的 90%以上，其内储藏了大量淀粉和少量蛋白质。垩白是胚乳中白色不透明的部分，是由于胚乳中的淀粉体和蛋白质体排列不紧密、相互之间含有空气间隙而形成的一种光学特性。因此，胚乳的发育和充实状况决定了籽粒的重量和稻米的品质。稻米品质的形成实质上可以看作是籽粒中淀粉的生物合成和累积的过程，而该过程发生在胚乳细胞的淀粉体中，并在一系列酶的催化作用下形成。黄发松<sup>[62]</sup>把水稻品质形成过程描述为：在遗传特性和环境的作用下，通过籽粒灌浆动态变化来决定其品质的表现，而在水稻籽粒形成过程中酶活性的变化和灌浆速率也有其固有的表现，并认为环境条件对稻米品质的影响是通过影响谷粒胚乳细胞发育及内部生理生化过程等发挥作用的。

因此，胚乳、胚乳细胞、淀粉体和酶等都是稻米品质的重要研究对象。

为揭示水稻垩白的形成机制，许多学者从解剖学、细胞学、生理生化等方面对稻米垩白的形成机理进行大量研究，认为稻米垩白形成与淀粉合成关键酶、胚乳的发育、淀粉的积累程度、胚乳细胞的结构、叶片的结构和功能等有着密切关系。现将有关稻米垩白形成机理在这些方面的研究进展综述如下：

## 1 稻米垩白形成的细胞学基础

稻米垩白是影响水稻外观品质的重要指标之一<sup>[4,5]</sup>，与水稻的碾磨品质和蒸煮食味品质等密切相关，进而影响稻米市场价格和消费者的购买欲望。Matsuo<sup>[3]</sup>和 Tanaka<sup>[1,2]</sup>等按照垩白在种子发生位置的不同，将垩白分为心白、腹白、基白、侧白和背白等，其中以腹白和心白最为常见。大多数研究表明，稻米垩白的发生是水稻品种自身的遗传因素和外界环境因素的共同作用导致稻米胚乳淀粉体填充不充分形成的<sup>[1-9]</sup>。也有研究报道认为，垩白发生是复基因系统与环境因子互作的结果<sup>[6,7]</sup>。

淀粉粒形成存在着两种模型：基于衣藻构建的模型和基于拟南芥构建的模型<sup>[25]</sup>。基于衣藻构建的模型认为，脱支是在支链淀粉最终结构形成中的一个综合因素，该模型暗示了在发育的淀粉粒外表面高度分支的支链淀粉前体的合成和经修剪过多短链而形成的支链淀粉的最终结构，这说明淀粉形成过程中的淀粉粒的外层结构不同于淀粉粒的最终结构。基于拟南芥构建的模型认为，利用异淀粉酶缺失（*dbe1-1*）突变体发现异淀粉酶的缺失导致植物糖原的积累，而在 *dbe1-1* 淀粉中支链淀粉的链长与野生型淀粉中的十分相似，说明 *dbe1-1* 突变体的支链淀粉结构同野生型的相似。这暗示植物糖原不是支链淀粉合成过程的中间产物，而是与淀粉同时积累的两种完全独立的多聚糖，表明在野生型植物体中异淀粉酶可能同其它的葡聚糖降解酶一起阻止植物糖原的积累。

从组织结构看，稻米垩白是因为淀粉体的充实不良引起的。淀粉体在充实不良时呈球形或椭圆柱形，导致胚乳细胞淀粉体间出现许多空隙、存有气体，当光线照射这部分胚乳组织时发生光散射，从而出现垩白。而淀粉体的充实又与灌浆物质的输入途径有关<sup>[21]</sup>。胚乳是由受精极核发育起来的营养组织，它与母体丝毫没有维管束和胞间连丝的的联络，胚乳犹如生长在胚囊中的愈伤组织，由其表层细胞即糊粉层细胞从子房内腔的质外体中吸收养分。供养胚乳充实的养分来自子房背部维管束的卸载<sup>[56]</sup>。由母体运至子房背部维管束的养分首先卸至珠心突起，然后在珠心突起外的质外体分流，一部分养分经背部糊粉层细胞直接向内胚乳输送；另一部分养分围绕胚乳外周的质外体运向胚乳四周，再经各处的糊粉层细胞运向内胚乳<sup>[29]</sup>。

水稻胚乳细胞有两种类型：一是以贮藏淀粉和蛋白质的内胚乳细胞，二是处

在胚乳表层的糊粉层细胞。发育中（开花后 3-15d）的内胚乳细胞为大型薄壁细胞，细胞中含有球状的细胞核、液泡和以淀粉体和蛋白质体为主的细胞器。发育后期的内胚乳细胞中细胞核和液泡消亡，整个细胞被淀粉体和蛋白质体充满，内胚乳细胞成了死细胞。糊粉层细胞是由胚乳表层细胞转化来的，它既是胚乳吸收养分的细胞层，同时又是灌浆产物的累积层<sup>[20,21]</sup>。糊粉层细胞富含糊粉粒和圆球体，不含淀粉体。糊粉粒在液泡中形成，主要成分是由磷、镁、钙、钾等矿质元素和蛋白质凝结成的植酸钙镁颗粒，而圆球体是积集脂类的颗粒。糊粉层细胞在发育过程中核不消亡，细胞寿命很长，直至萌发期内胚乳细胞解体时还有活性。

供养胚乳充实的养分来自子房背部维管束的卸载<sup>[56]</sup>。即由母体植株运输来的养分首先在子房背部维管束卸载，在灌浆旺盛的乳熟期和蜡熟期，一般先卸至珠心突起部位，然后在珠心突起外的质外体分流，一部分养分经背部糊粉层细胞直接向内胚乳输送；另一部分养分围绕胚乳外周的质外体运向胚乳四周，再经各处的糊粉层细胞运向内胚乳<sup>[20,21,29]</sup>。到了成熟后期，珠心表皮已退化，由背部维管束运来的养分只能依靠糊粉层来输导。因此，胚乳细胞的分裂及生长状况对籽粒品质有一定影响。

而淀粉体的充实与灌浆物质的输入途径有关<sup>[21]</sup>。由于内胚乳细胞中淀粉体充实所需养分是经过质外体和糊粉细胞输送来的，因此离背部维管束远的腹部胚乳细胞因输导途径长，易充实不良，形成腹白米。大粒品种稻米中部的胚乳细胞也因其离糊粉层远、障碍大而充实不好，从而形成心白米。小粒或细长粒的稻米中由于内胚乳各处细胞与糊粉层的距离相对较近，即灌浆路程短，易使胚乳细胞得到养分而充实<sup>[20,21]</sup>，因此，稻米垩白度低。目前被推荐的优质稻，特别是无垩白的水稻品种，多数千粒重较低。

水稻内胚乳中的淀粉粒是复粒淀粉粒，这是由于淀粉体中的淀粉粒是相互独立存在、互不粘连地增大的结果。胚乳细胞在尚未被淀粉体充满时，细胞中的淀粉体呈球形或椭圆体形，其中淀粉粒少棱角。当胚乳细胞被淀粉体充满时，淀粉体和其中的淀粉粒因相互挤压而成为多面体。胚乳细胞中淀粉体的数目和大小因胚乳细胞所在的部位不同而有很大差异。通常胚乳内部细胞因发生早，体积大（除中心点附近细胞外），其中的淀粉体大得多，大的直径可达 20 $\mu\text{m}$ ；而胚乳周边的细胞因发育迟，体积小，其中的淀粉体小而少，淀粉体直径不到 5 $\mu\text{m}$ 。

淀粉粒的形状及大小反映籽粒品质的优劣。淀粉粒的形状包括球形、椭圆形、多面体形、肾形和长粒形等，淀粉粒通常以结合成复合淀粉粒的形式存在。胚乳淀粉粒的形状会影响淀粉粒在胚乳细胞中的排列，进而影响垩白大小。淀粉粒呈棱角多面体、大小一致且粒径较小并与蛋白颗粒紧密结合成复合淀粉粒，淀粉粒间没有间隙，表现为无（低）垩白，其稻米为优质米；当淀粉粒为其它形状、结合疏松、复合淀粉粒间留有间隙时，表现为垩白较大，此为劣质米的特征。

籽粒充实和品质较好的水稻品种，籽粒中淀粉粒较小，呈明显的多面体晶形，棱角明显且清晰可见，排列整齐且紧密，粒间隙极小；而充实和品质较差的籽粒中及垩白部位的淀粉粒，颗粒较大且多面体的棱角不明显，个别近圆形，淀粉粒间疏松<sup>[92]</sup>。季清娥等<sup>[93]</sup>还发现，具垩白的劣质品种，其淀粉粒有两种形状，非垩白处的淀粉粒为大小一致的多面体、排列紧密，而垩白处的淀粉粒棱角不明显或呈圆球形、大小参差不齐，受压力时可见单个淀粉粒和小球形颗粒。

付崇允<sup>[28]</sup>认为，在淀粉粒内呈双层结构的支链淀粉的分支形成晶体结构，直链淀粉呈无定型态。糖链以脐点为中心呈辐射状排列，并且非还原端朝向表面，由晶体区和无定型片层交替排列形成呈半晶结构的淀粉粒，有组织排列的支链淀粉分子包装成淀粉粒的基本结构。通过碘-碘化钾染色发现，直链淀粉分子位于淀粉粒的核心部分，而支链淀粉位于淀粉粒的外周。

上世纪 70 年代以来，随着显微技术的发展，许多研究者借助扫描电子显微镜（Scanning Electron Microscope, SEM）技术，从结构上进行稻米品质形成机制研究的，结果表明，水稻胚乳的发育、淀粉的积累程度、胚乳细胞的大小和数量以及细胞断裂所显露的状态等与稻米的充实和品质性状（如垩白）密切相关。

刘海虹<sup>[27]</sup>等先后用共聚焦激光扫描显微镜（CLSM）和扫描电镜对水稻胚乳的淀粉粒作了光学断层扫描观察和半薄层切片的扫描电镜观察，发现水稻淀粉粒是一空心结构，分析认为淀粉粒空腔的形成可能是在乳熟期以后淀粉粒数量和外形定型并充满胚乳细胞后向黄熟期过渡中逐渐失水所致。Tom HN<sup>[26]</sup>等也发现在淀粉粒内存在着短的呈辐射状的空腔和由支链淀粉片层有效组织形成的球状区域，这种球状区域和无定型空腔在抵御淀粉酶的攻击和半晶结构的形成中起重要作用。

结果表明，形成稻米垩白的基础是胚乳细胞中的扁平细胞群，垩白的形成是



Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库